



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Grao en Bioloxía



Memoria do Traballo de Fin de Grao

Efecto da vistosidade das inflorescencias nas visitas de insectos

Efecto de la vistosidad de las inflorescencias en las visitas de insectos

Effect of the appearance of inflorescences in insect visits

Josué Gestido Durán

Septembro, 2019

Director Académico: Marcelino Fuentes López

Resumen

Este estudio pretende examinar si la vistosidad de las inflorescencias de *Asphodelus albus* afecta positivamente en la visita de los insectos. Puse a prueba la siguiente hipótesis: los capullos de *Asphodelus albus*, al ser de un color blanco vistoso, contribuyen a hacer más visibles las flores abiertas para los insectos.

Para ponerlo a prueba, seleccioné dos plantas de *Asphodelus albus* de características similares (altura, número de ramificaciones, número de flores) que se encontrasen próximas entre sí (distancia máxima de 1 metro). A una de esas dos plantas le retiré los capullos y la otra permaneció inalterada. Ambas plantas se manipularon con el objetivo de que no hubiese un posible sesgo olfativo. Para determinar cuál de las 2 plantas recibió más visitas, realicé observaciones de 30 minutos a cada par de plantas y anoté cuántas visitas se habían realizado en cada una de ellas. Los visitantes que he tenido en cuenta son los siguientes himenópteros: *Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum* y *Apis mellifera*. En total observé 32 pares de plantas distribuidos entre las inmediaciones de la facultad de ciencias.

Predije que las plantas con capullos recibirían un mayor número de visitas.

El resultado es que se cumplió la predicción. La conclusión es que la hipótesis de que los capullos contribuyen a la vistosidad de las inflorescencias para los insectos recibe apoyo

Palabras clave

Inflorescencia, *Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum*, *Apis mellifera*, himenóptero, forrajeo.

Summary

This study aims to examine whether the appearance of the inflorescences of *Asphodelus albus* positively affects the visits of insects. I tested the following hypothesis: the buds of *Asphodelus albus*, being of a bright, white colour, contribute to making the open flowers more visible to insects.

To test it, I selected two *Asphodelus albus* plants with similar characteristics (height, number of branches, number of flowers) that were close to each other (maximum distance of 1 meter). I removed the buds from one of these two plants and the other remained unchanged. Both plants were manipulated with the aim of not having a possible olfactory bias. To determine which one of the 2 plants received the most visits, I made 30-minute observations on each pair of plants and wrote down how many visits had been made to each of them. The visitors that I have taken into account are the following hymenoptera: *Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum* and *Apis mellifera*. In total I observed 32 pairs of plants distributed around the Faculty of Science.

I predicted that the plants with buds would receive a greater number of visits. The result is that the prediction was fulfilled.

The conclusion is that the hypothesis that buds contribute to the appearance of inflorescences for insects is supported.

Keywords

Inflorescence, *Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum*, *Apis mellifera*, hymenoptera, foraging.

ÍNDICE

ÍNDICE.....	1
1. Introducción.....	2
2. Objetivos.....	5
3. Material y métodos	6
4. Resultados.....	8
5. Discusión	10
6. Conclusión.....	16
7. Bibliografía.....	17

1. Introducción

En el presente estudio pondré a prueba la hipótesis de si los capullos de *Asphodelus albus*, al ser de un color blanco vistoso, contribuyen a hacer más visibles las flores abiertas para los insectos.

El éxito reproductivo y el tamaño poblacional de un amplio número de plantas depende de la polinización por parte de los insectos (Obeso, 1992), por ese motivo, muchas angiospermas han coevolucionado con ellos. La vistosidad de las exhibiciones florales puede ser un factor atrayente para los polinizadores, que a su vez, también han coevolucionado con las plantas para poder discriminar correctamente las señales que éstas exponen (Chittka & Menzel, 1992).

Para este estudio he seleccionado una planta geófita, *Asphodelus albus*. Esta planta presenta unas flores entomofílicas relativamente grandes (20-25mm de diámetro) (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012) y su morfología es típica de especies que dependen de polinizadores no específicos (Obeso, 1992). Dicha morfología es simple y, como tal, presenta una simetría radial y simétrica con la corola abierta y su néctar puede ser detectado por los insectos que aterrizan en ella a través de la vista y del olfato (Muth, Keasar, & Dornhaus, 2015).

Este hecho hace a la planta atractiva para el estudio, ya que no se depende de un tipo específico de insecto y al mismo tiempo es percibida fácilmente.

Lo llamativo de la planta es que tanto las flores ya abiertas como los capullos cerrados presentan la misma coloración (blanco-crema). Esta coloración puede ser una forma de comunicación de la planta con los polinizadores y, por ende, un atrayente. *Asphodelus albus* presenta una floración acropeta, por lo que las flores en la parte superior son las más jóvenes. Las flores se van abriendo desde abajo hacia arriba de manera secuencial, durando cada flor abierta de 2 a 3 días. De este modo, la planta presenta un número variable de flores abiertas en la parte inferior y capullos sin florecer en la parte superior.

Los insectos que he seleccionado fueron 3 himenópteros: *Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum* y *Apis mellifera*. En general los himenópteros son los polinizadores más abundantes y efectivos y, además, presentan unas características muy atractivas para utilizarlos en mi estudio.

Las abejas (*Apis mellifera*) constituyen un modelo excelente para estudiar el aprendizaje visual debido a su sofisticado sistema de visión tricromática y sus capacidades cognitivas (Avarguès-Weber & Mota, 2016). También presentan la capacidad de navegar en entornos complejos en los que pueden localizar y visitar repetidas veces los alimentos rentables (Schultheiss, Buatois, Avarguès-Weber, & Giurfa, 2017). Los abejorros (*Bombus terrestris* y *Bombus pascuorum*) por su parte también representan un buen modelo para el estudio del aprendizaje visual, ya que han demostrado tener la capacidad de formar memoria a través de la asociación de estímulos visuales con una recompensa de azúcar (néctar) (Avarguès-Weber & Chittka, 2014). Además, pueden recordar múltiples ubicaciones de forrajeo y cambiar su comportamiento tras la adquisición de experiencias (Perry, Barron, & Chittka, 2017).

El éxito de un comportamiento de alimentación depende de manera crítica del equipo sensorial que esté sintonizado, para, por ejemplo, poder distinguir el tipo de flor adecuado de otra menos gratificante. Un componente importante de este equipo es la visión de color (Chittka & Menzel, 1992). Tanto abejorros como abejas la poseen.

Hay dos aspectos importantes por los cuales los consideré adecuados para este estudio: el primero, es el hecho de que puedan percibir el color, dado que la hipótesis que se baraja es si la vistosidad de los capullos debido al color que presentan atrae a un mayor número de insectos. El segundo es la capacidad de cambiar su comportamiento en función de sus experiencias, es decir, su memoria. El primero les permite percibir la señal y el segundo los capacita para mostrar una preferencia.



Ilustración 1. Bombus terrestris sobrevolando el Asphodelus albus.

Asimismo, comprender qué tipo de señales pueden ser atractivas para los insectos puede ser útil a la hora de: expandir, aprovechar al máximo un cultivo determinado u optimizar la producción de un producto, como puede ser la miel.

Ciertamente, se han encontrado granos de polen de diferentes especies de *Asphodelus* en la miel de las abejas (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012). El polen es un elemento crucial para abejas y abejorros al constituir el mayor aporte de proteínas de su dieta y la de sus larvas (Muth, Papaj, & Leonard, 2016). *Asphodelus albus* presenta unos granos de polen relativamente grandes en comparación con otras plantas (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012), lo cual hace a la planta muy atractiva para los insectos que van en busca del polen. Por este motivo, la planta objeto de estudio puede ser relevante en la producción de miel.

También hay que tener en cuenta que, a nivel global, la dependencia económica de los sectores agrícolas en el servicio de polinización mediada por animales es de miles de millones (Chopra, Bakshi, & Khanna, 2015), por lo que comprender qué aspectos de las plantas repercuten sobre polinización es de gran interés.

Por estos motivos, pongo a prueba mi hipótesis causal: los capullos de *A. albus*, al ser de un color blanco vistoso, contribuyen a hacer más visibles las flores abiertas para los insectos. En esto último basaré el presente estudio.

2. Objetivo

El objetivo de este estudio es poner a prueba la hipótesis de que la vistosidad de las inflorescencias de *Asphodelus albus* ejerce un efecto positivo sobre el número de visitas de insectos.



Ilustración 2. Insecto polinizador volando sobre un campo de Asphodelus.

3. Material y métodos

3.1 Área de muestreo y condiciones meteorológicas

El área de muestreo para este estudio fue de 2km a la redonda tomando como punto de referencia la facultad de ciencias de la Universidad de Coruña. Asimismo, las zonas en las recogí más datos fueron en las inmediaciones del castro de Elviña, ya que allí observé una mayor actividad de los 3 insectos objeto de estudio. En cuanto a las condiciones meteorológicas, decidí muestrear en los días nublados y con temperaturas que oscilaban entre los 13-18 °C, con el objeto de que hubiese una suficiente presencia de insectos.

3.2 Plantas seleccionadas

Para este estudio tomé dos plantas de *Asphodelus albus* para cada observación. Dichas plantas se encontraron como máximo a una distancia de 1 metro la una de la otra, ambas plantas presentaron un número de ramificaciones, inflorescencias y altura similares. Una de estas dos plantas fue la planta control que no se alteró y la otra fue la planta modificada. A esta le retiré todos los capullos, dejando tan solo las inflorescencias abiertas. Para decidir cuál de las dos plantas sería la modificada, utilicé un sistema para que una de las dos fuese elegida al azar (probabilidad del 50%).

Con el motivo de que no hubiese una diferencia olfativa entre las plantas, dado que esto puede afectar en gran medida al estudio, manipulé ambas, es decir, toqué las dos plantas, de este modo, el insecto que las visitó no tuvo sesgo olfativo alguno a la hora de elegir cual visitar. Una vez que seleccioné y manipulé las plantas, me dispuse a observarlas. Cada observación la realicé en un período de 30 minutos.

Observé 32 pares de planta en total.

3.3 Selección y visita de insectos

Dado que no todos los insectos se podían observar con la misma facilidad, seleccioné tres especies (*Bombus terrestris*, *Bombus pascuorum* y *Apis mellifera*) de himenópteros que sí pude observar fácilmente a distancias de hasta 2 metros. Seguidamente para considerar las visitas de los tres insectos objeto de estudio, me ceñí a las siguientes condiciones:

- El insecto ha de posarse, al menos sobre una flor de la planta.
- Si el insecto se posa sobre la planta y visita varias inflorescencias de la misma, esto se considerará como una única visita.
- Si el insecto posado en la planta visita la planta vecina y luego regresa a la planta en la que estaba posado inicialmente se considera como una nueva visita, ya que esto refleja la decisión del insecto a volver a la planta inicial de forma deliberada.
- Si el insecto abandona la planta y se pierde de vista, en caso de que regrese, será considerado como una nueva visita.
- Si el insecto se pasa largos períodos de tiempo en la misma planta (período igual o mayor al tiempo de observación) no se considera como visita.
- Solo se tuvieron en cuenta insectos de un tamaño suficiente como para apreciarlos a simple vista desde una distancia de 2 metros.

3.4 Predicción y análisis estadístico

La predicción de este estudio es que las plantas control van a recibir más visitas que las plantas modificadas.

Asimismo, en el análisis estadístico voy a usar el umbral de 0,05 para la probabilidad de error tipo 1 de una cola. En nuestro estudio, la hipótesis nula es que las plantas control van a recibir las mismas o menos visitas que las plantas modificadas. Si $p < 0,05$ rechazaré la hipótesis nula y decidiré que se cumple la predicción. En caso contrario, si $p > 0,05$ no rechazaré la hipótesis nula y decidiré que no se cumple la predicción.

4. Resultados

Tras recoger los datos, obtuve una tabla de datos en la que se reflejan cuantas visitas han recibido tanto la planta control como la planta modificada en cada observación de 30 minutos de duración.

Empleé el programa estadístico SPSS.

Lo primero que hice fue comprobar si los datos se ajustaban a la normalidad y para ello hemos realizado una gráfica p-p en la que se muestran las frecuencias acumuladas observadas y esperadas por una distribución normal de las diferencias en el número de visitas de insectos entre las plantas control y las plantas modificadas.

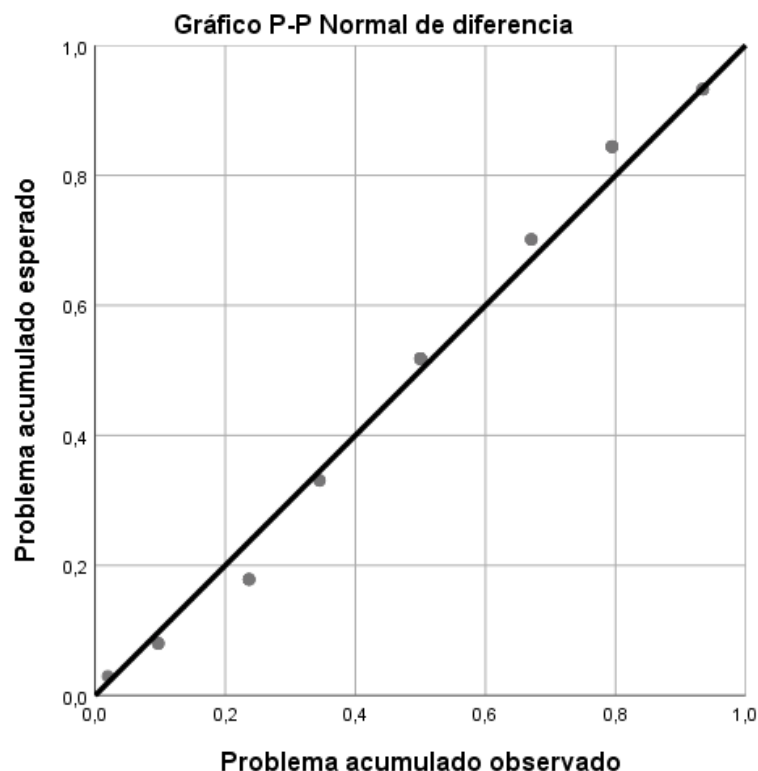


Ilustración 3. Gráfica p-p.

El que los puntos formen una (S) indica que la distribución se aleja de la normal.

Por este motivo realicé una gráfica de mediana, cuartiles y valores mínimo y máximo de las diferencias en el número de visitas de insectos entre las plantas control y las plantas modificadas. obtuve lo siguiente:

GGraph

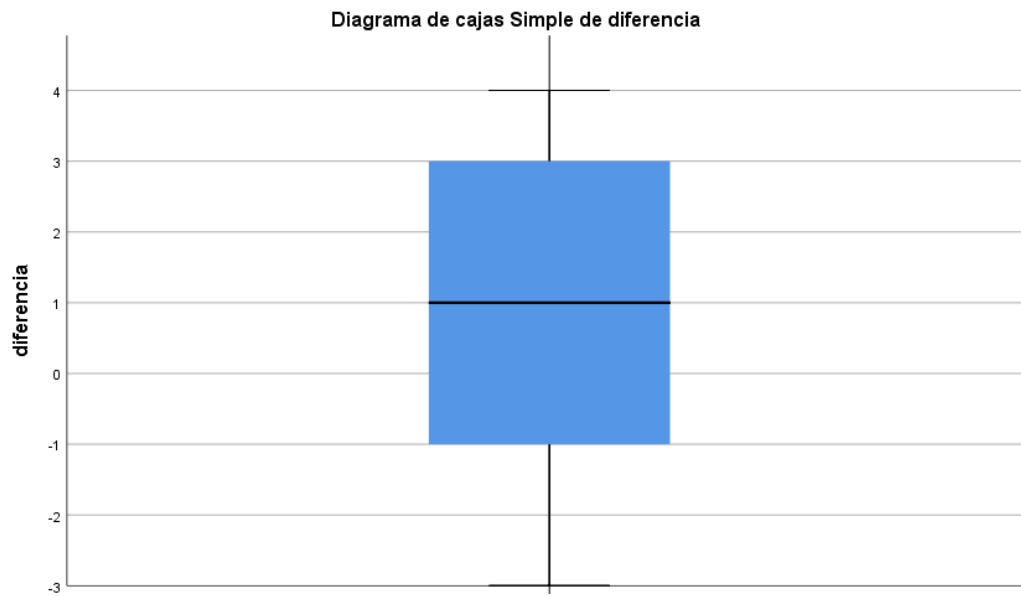


Ilustración 4. Gráfica de mediana y cuartiles.

En la gráfica no se observa ningún dato atípico. El valor más bajo de la diferencia se corresponde con -3 y el más alto con 4. La caja inferior y la caja superior presentan un tamaño similar, esto quiere decir que las diferencias comprendidas entre el 25-50% y las diferencias comprendidas entre 50-75% presentan una dispersión similar. Asimismo, el bigote superior de la caja es más corto que el bigote inferior, lo cual quiere decir que el 25% de las diferencias mayores están más concentradas que el 25% de las diferencias menores.

Una prueba de Wilcoxon para datos apareados me permitió rechazar la hipótesis nula ($z = -2.2$, $n = 32$, $p = 0.013$), por tanto, la predicción de que las plantas control iban a recibir más visitas que las plantas modificadas se cumple.

5. Discusión

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que la vistosidad de los capullos de las inflorescencias atrae a los insectos polinizadores.

Como es sabido, las plantas que se polinizan biológicamente se comunican con sus polinizadores a través de señales visuales, olfativas, táctiles y a través de exhibiciones florales entre otras (Russell, Mauerman, Golden, & Papaj, 2018).

El atractivo de las inflorescencias de *Asphodelus albus* para los himenópteros pudo ser, en primer lugar, el color que presentan tanto las corolas abiertas como sus capullos cerrados, dado que ambos presentan la misma coloración. Estudios realizados con anterioridad, determinaron que abejorros ingenuos, es decir, aquellos sin un aprendizaje previo, mostraron una clara preferencia por el color crema (Avarguès-Weber & Chittka, 2014).

La especie que mostró esta preferencia fue *Bombus terrestris*, una de las tres especies observadas que también muestra predilección por el color blanco de forma innata (Muth, Keasar, & Dornhaus, 2015).

Un sujeto ingenuo, tras la detección de la pigmentación de la flor, pudo ser atraído hacia la planta debido a la preferencia innata citada anteriormente. Seguidamente, una vez que el insecto estuvo lo suficientemente cerca de la inflorescencia, las señales de la morfología pudieron haber actuado. La primera probablemente la de la corola, ya que esta señal morfológica es la principal para provocar el aterrizaje (Russell et al., 2018). A continuación, pudo haber percibido las guías de néctar.

Como en otras flores, el *Asphodelus albus* presenta unas guías de néctar de color rosado que dirigen al insecto hacia los nectarios (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012), donde este puede obtener su recompensa en forma de néctar (azúcares). Esto indica que los insectos pudieron seguir una secuencia de señales florales (Russell et al., 2018).

Por otro lado, otro atractivo de estas flores es que son simples, considerando flores simples a aquellas que suelen ser radialmente simétricas con una corola abierta y con un néctar detectable para los insectos. Los forrajeros que carecen de experiencia tienden a elegir este tipo de flores en detrimento de las más complejas (Muth et al., 2015). Presumiblemente toman esa decisión para que su

forrajeo sea óptimo, al emplear menos tiempo en manipular la flor para extraer el alimento, ya que esto puede repercutir notablemente en la supervivencia individual y de la colonia.

Para los insectos no es difícil acceder al néctar, ya que las flores de *Asphodelus albus* presentan tres glándulas nectáreas localizadas en los septos del ovario, cuyas salidas están situadas en la parte superior del mismo (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012), lo que permite un rápido acceso a los nectáreos. Es muy importante que los sujetos elijan el tipo de flor que les brinde la mayor recompensa en el mínimo intervalo de tiempo, ya que, de eso, depende la eficiencia del forrajeo.



Ilustración 5. Bombus terrestris en el área de forrajeo.

Asimismo, esta preferencia de color inicial pudo haberse reforzado tras la obtención de una recompensa de alto valor, tanto de sus nectarios como de sus anteras, ayudando esto a recordar la información relacionada con el alimento. La planta tiene un elevado valor nutricional, siendo su promedio 4,2 mg de azúcares y 0,2 mg de polen por cada flor (Weryszko-Chmielewska & Chwil, 2012). Este alto contenido en azúcares pudo facilitar la memoria asociativa visual del himenóptero con respecto al estímulo visual y la recompensa.

En este caso tendríamos un estímulo condicionado que sería el color blanco-crema de la corola y los capullos (CS) y el estímulo no condicionado que sería el néctar (US). Es probable que el insecto asociase la recompensa de néctar o polen con el estímulo visual, creando de tal modo una preferencia que se mantendría en su memoria. Esto se demostró en otros estudios con el condicionamiento visual PER (paradigma de respuesta de extensión de la probóscide), en el que el insecto, concretamente *Apis mellifera*, tras asociar el color con la recompensa, extendía su probóscide tan solo con el estímulo condicionado, es decir, con el color (Lichtenstein, Brockmann, & Spaethe, 2019).

La abeja presentó una memoria fuerte a corto plazo con el color. Además de este estímulo de color también pudo haber un estímulo olfativo. Como he mencionado, la flor es una fuente de alto valor nutricional y el recuerdo de un alimento debe de reflejar el valor del mismo, por lo que debe de ser un recuerdo más fuerte y más duradero. Se ha testado mediante estudios de condicionamiento PER olfativo que el aprendizaje asociado al olfato de las abejas se ve afectado por la concentración de azúcares de la recompensa (Simcock, Gray, & Wright, 2018).

Las abejas y abejorros precisan del polen para su supervivencia, ya que este constituye la fuente principal de proteínas para ellas y para sus larvas. La carencia de proteína puede ser crítico para el desarrollo de estas últimas. Por este motivo el polen de una planta puede ser la recompensa en sí misma, y los insectos pueden asociar las características de la flor (color, olor y morfología) con la presencia de polen. En contraste con los anteriores estímulos (color de capullos/corola y morfología de la corola), tan solo las abejas experimentadas son capaces de asociar el olor o el color de las anteras o corola con el polen, aunque muestran un rápido aprendizaje (Muth, Papaj, & Leonard, 2016).

En vista de que la planta contiene altas concentraciones de azúcares y polen, se puede presumir que los insectos han podido generar una memoria asociativa fuerte tanto en los estímulos visuales como en los estímulos olfativos.

Uno de los grandes problemas a los que se enfrentan los insectos, entre los que se encuentran los himenópteros, es la depredación. Las abejas y abejorros sufren significativas amenazas de depredadores de emboscada que

permanecen quietos a la espera de su presa, como la araña cangrejo (*Thomisidae*). Para evitar dicho riesgo, los nuevos forrajadores presentan la capacidad de aprender de sus conespecíficos (Avarguès-Weber & Chittka, 2014), lo cual facilita a los abejorros ingenuos la identificación de parches de alimentación seguros (Dawson & Chittka, 2014). Dicha atracción por los conespecíficos se desarrolla tras haber recibido un ataque o tras haberse visto amenazado por un depredador (Dawson & Chittka, 2014). La exploración del medio puede resultar costoso para un forrajador innato, por lo que podría ser beneficioso guiarse por individuos de su misma especie.

Los abejorros experimentados, que muestran una preferencia por las inflorescencias con capullos, pueden incitar a la visita de este mismo tipo de plantas por parte de los nuevos abejorros forrajadores. Esto podría explicar también el mayor número de visitas en la planta control.

Además de lo anteriormente citado, se contempla la posibilidad de que al extraer los capullos de las inflorescencias se haya emitido una sustancia repelente para los himenópteros (Malerbo-Souza & Nogueira-Couto, 2004). En este supuesto, los insectos al percibir esta señal química desagradable se decantarían por la planta control, lo que provocaría que esta última planta recibiese un mayor número de visitas.

Por otro lado, la cognición tanto de las abejas como la de los abejorros es limitada. Esto es debido a que sus pequeños cerebros restringen la capacidad de representación y atención (atención selectiva). Pueden limitar los recursos de atención hasta el punto de que solo pueden escanear objetos de forma secuencial en lugar de abarcar todo el entorno visual. Esto obliga al insecto a escanear la escena en búsqueda de características destacadas de forma secuencial (Perry et al., 2017).

Esto es lo que pudo haber sucedido en el experimento, en el caso de que el insecto polinizador, primeramente, formase una memoria asociativa con los estímulos visuales, olfativos y morfológicos y, seguidamente, los localizase de forma secuencial a lo largo de su área de forrajeo. Desde la distancia el estímulo que mejor se percibiría sería el visual relacionado con la coloración. Como he comentado, los capullos son del mismo color que las corolas, por lo que la señal

visual de color desde la distancia sería la misma y la presencia de capullos en la planta la haría más atractiva desde la distancia en comparación con las plantas sin capullos.

Se ha comprobado que el número de semillas viables de la planta objeto de estudio depende en gran medida de los polinizadores, dado que las plantas que fueron fecundadas de forma artificial presentaron un mayor número y proporción de semillas abortadas (Obeso, 1992).

Teniendo en cuenta esto, la efectividad de los polinizadores puede afectar sustancialmente en el tamaño de los cultivos de *Asphodelus albus* (Obeso, 1992).

A la vista de estos datos es posible que la planta y los insectos hayan co-evolucionado. El éxito del insecto depende de la alimentación de las flores (tanto polen como néctar) y el éxito de las plantas depende de la polinización, por lo que el interés en la relación es claramente mutuo (Chittka & Menzel, 1992). Esto pudo provocar la mejora de las señales por parte de la planta (visuales, olfativas y morfológicas) para atraer a los insectos y provocar en los mismos una preferencia innata por estas señales (Shrestha, Burd, Garcia, Dorin, & Dyer, 2019). Un indicio de esta teoría sería la preferencia de *Bombus terrestris* por el color blanco y el color crema (Avarguès-Weber & Chittka, 2014), que son los colores presentados por las flores del *Asphodelus albus*.

Los abejorros son los polinizadores más efectivos de *A. albus* debido a que su tamaño corporal les permite tocar los estigmas que se encuentran a más 30 mm por encima de las gotas de néctar en la flor abierta. Cabe mencionar que, en el estudio, el insecto más presente fue *Bombus terrestris*.

Finalmente, con los datos obtenidos se puede presumir que ha podido tener lugar una co-evolución entre el *Asphodelus albus* y el abejorro, ya que la recepción eficiente del polen podría explicar la evolución de la morfología floral (Krishna & Keasar, 2018). Además, los himenópteros al ser, por lo general, los polinizadores más efectivos, tienen las influencias selectivas más fuertes en la comunidad de las plantas (Chittka & Menzel, 1992).



Ilustración 6. Bombus terrestris posado en los capullos de Asphodelus albus.

6. Conclusión

Recibe apoyo la hipótesis de que la vistosidad de las inflorescencias de *Asphodelus albus* ejerce un efecto positivo sobre el número de visitas de insectos.

Conclusion

This study supports the hypothesis that the appearance of the inflorescences of *Asphodelus albus* has a positive effect on the number of insect visits.

7. Bibliografía

- Avarguès-Weber, A., & Chittka, L. (2014). Local enhancement or stimulus enhancement? Bumblebee social learning results in a specific pattern of flower preference. *Animal Behaviour*, 97, 185–191. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.020>
- Avarguès-Weber, A., & Mota, T. (2016). Advances and limitations of visual conditioning protocols in harnessed bees. *Journal of Physiology Paris*, 110(3), 107–118. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2016.12.006>
- Chittka, L., & Menzel, R. (1992). The evolutionary polinitation of flower colours and the Insect Pollinators ' Colour Vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 171, 171–181.
- Chopra, S. S., Bakshi, B. R., & Khanna, V. (2015). Economic Dependence of U.S. Industrial Sectors on Animal-Mediated Pollination Service. *Environmental Science and Technology*, 49(24), 14441–14451. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b03788>
- Dawson, E. H., & Chittka, L. (2014). Bumblebees (*Bombus terrestris*) use social information as an indicator of safety in dangerous environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1785). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3174>
- Krishna, S., & Keasar, T. (2018). Morphological complexity as a floral signal: From perception by insect pollinators to co-evolutionary implications. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(6), 1–15. <https://doi.org/10.3390/ijms19061681>
- Lichtenstein, L., Brockmann, A., & Spaethe, J. (2019). Learning of monochromatic stimuli in *Apis cerana* and *Apis mellifera* by means of PER conditioning. *Journal of Insect Physiology*, 114(February), 30–34. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.02.006>
- Malerbo-Souza, D. T., & Nogueira-Couto, R. H. (2004). Efficiency of n-octyl-acetate, 2-heptanone and citronellal in repelling bees from basil (*Ocimum sellowii* - Labiatae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(1), 121–125. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132004000100016>

- Muth, F., Keasar, T., & Dornhaus, A. (2015). Trading off short-term costs for long-term gains: How do bumblebees decide to learn morphologically complex flowers? *Animal Behaviour*, 101, 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.024>
- Muth, F., Papaj, D. R., & Leonard, A. S. (2016). Bees remember flowers for more than one reason: pollen mediates associative learning. *Animal Behaviour*, 111, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.029>
- Obeso, J. R. (1992). Pollination ecology and seed set in *Asphodelus albus* (Liliaceae) in northern Spain. *Flora (Jena)*, 187(3–4), 219–226. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)32225-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)32225-9)
- Perry, C. J., Barron, A. B., & Chittka, L. (2017). The frontiers of insect cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.05.011>
- Russell, A. L., Mauerman, K. B., Golden, R. E., & Papaj, D. R. (2018). Linking components of complex signals to morphological part: the role of anther and corolla in the complex floral display. *Animal Behaviour*, 135, 223–236. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.021>
- Schultheiss, P., Buatois, A., Avarguès-Weber, A., & Giurfa, M. (2017). Using virtual reality to study visual performances of honeybees. *Current Opinion in Insect Science*, 24, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.08.003>
- Sherry, D. F., Strang, C. G., Hogan, J., & All, E. B. V. (2015). Contrasting styles in cognition and behaviour in bumblebees and honeybees &. *Behavioural Processes*, 117, 59–69. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.005>
- Shrestha, M., Burd, M., Garcia, J. E., Dorin, A., & Dyer, A. G. (2019). Colour evolution within orchids depends on whether the pollinator is a bee or a fly. *Plant Biology*, 21(4), 745–752. <https://doi.org/10.1111/plb.12968>
- Simcock, N. K., Gray, H., & Wright, G. A. (2018). Appetitive olfactory learning and memory in the honeybee depend on sugar reward identity. 106(March 2017), 71–77. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.08.009>

Weryszko-Chmielewska, E., & Chwil, M. (2012). Nutritive for insects attractants in *Asphodelus albus* Miller flowers. *Acta Agrobotanica*, 59(1), 155–164.
<https://doi.org/10.5586/aa.2006.016>